Untersuchungen über das Rückenschwimmen von Synodontis nigriventris (DAVID 1936), dem rückenschwimmenden Kongowels

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Grades eines Doktors

der Naturwissenschaften

der

Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Eberhard-Karls-Universität

zu Tübingen

vorgelegt von

Hubert Köhler

aus Stuttgart-

Bad Cannstatt

Tübingen 1965

8094

Tag der mündlichen Prüfung: 26. 7. 1963

Dekan: Prof. Dr. G. Möllenstedt

1. Berichterstatter: Prof. Dr. F.P. Möhres

2. Berichterstatter: Prof. Dr. J. Schwartzkopff

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I.Einleitung ..... 1.

II.Material und Haltung ..... 3.

III.Methoden ..... 5.

IV.Verhalten der Synodontiden ..... 6.

V.Die Bedeutung der Flossen beim Zustandekommen der Rückenlage ..... 9.

VI.Gestalt und Funktion der Schwimmblase ..... 10.

VII.Ausschaltung des Panzergewichts ..... 14.

VIII.Ein- und beidseitige Ausschaltung des Gesichtssinnes..... 16.

IX.Bau und Funktion des Labyrinths..... 16.

1.Feststellung des Drehreflexes..... 20.

2.Feststellung des Lagereflexes..... 21.

X.Die Bedeutung des Tastsinnes der Barteln und der Lippen..... 21.

1.Entfernung der Barteln..... 22.

2.Ausschaltung des Bartel- Lippen-Tastsinnes mit dem Anästhetikum Gingicain-G ..... 22.

3.Durchtrennung der Facialis-Trigeminusnerven..... 23.

XI.Diskussion ..... 25.

XII.Zusammenfassung ..... 33.

XIII.Literaturverzeichnis ..... 35.

Abbildungen ..... 39.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547609_0072

I. Einleitung.

Fische schwimmen normaler Weise vorwiegend wagerecht mit dem Bauch nach unten. Es gibt aber auch eine erhebliche Zahl von Arten, die ohne äußerlich sichtbare Besonderheiten in anderer Körperhaltung schwimmen, z.B. der Schnepfenmesserfisch (Aeoliscus strigatus, Centriscidae), die Kopfsteher (Anostomus anostomus L. 1758 und Chilodus punctatus Müller und Troschel 1845), der Schrägsteher Nannostomus eques (Poecilobrycon, Nannobrycon Steindachner 1876), der Schrägschwimmer Thayeria Boehlkei Weitzmann, früher Thayeria obliqua (Eigenmann 19o8), um nur einige wenige zu nennen. Zu diesen Fischen ist auch der Rückenschwimmerwels Synodontis nigriventris (David 1936) zu stellen.

Diese Art ist nicht nur interessant durch das Rückenschwimmen, sondern auch durch die Tatsache, daß die Jungtiere bis zu einem gewissen Stadium normal in Bauchlage schwimmen. Nach Pinter (1958) schwimmen die Jungfische bis zur 7. bis 8. Lebenswoche in Bauchlage. Von diesem Zeitpunkt ab, "beginnen sie, sich auf den Rücken zu wenden, was zu Anfang nur ganz sporadisch geschieht. Die für Synodontis nigriventris kennzeichnende Verfärbung des Bauches von Hell in Dunkel geht nun mit den immer häufigeren Versuchen, auf dem Rücken zu schwimmen, Hand in Hand und ist in der 9. bis 1o. Lebenswoche abgeschlossen. Nun gleicht auch die Schwimmweise der der Alten, d.h. die Rückenlage wird zur normalen Körperhaltung". Sinngemäß lauten die Angaben von VILTER (1941) und DAGET (1948) für Synodontis batensoda (Rüppel 1832).

Rückenschwimmen kann bei manchen Fischen optisch , d.h. durch Beleuchtung von unten ausgelöst werden. ABEL (1953) berichtet über das Verhalten von Fischen der Blauen Grotte, die in dem Teil der Grotte, in welchem das Licht von unten einfällt, auf dem Rücken schwimmen. Dieses Verhalten scheint durch den Lichtrückenreflex bedingt zu sein. Synodontis nigriventris schwimmt jedoch bei Tag und Nacht in Rückenlage. Daher ist anzunehmen, daß bei ihm das Rückenschwimmen andere Ursachen hat.

FRASER-BRUNNER (zit. nach AXELROD & SCHULTZ 1955) nimmt an, daß die Gewohnheit, in der Rückenlage zu schwimmen, einerseits von einer Veränderung im Gleichgewichtsorgan des Ohres herrührt, andererseits mit einer Vergrößerung der Schwimmblase während der Jugendentwicklung zusammenhängt. "Wenn die Exemplare älter und ihre Schwimmblasen größer werden, schwimmen sie immer länger in der Rückenlage". Nach den Angaben von WERNER, F. (1911), VILTER (1941) und HEUMANN, JACOBSOHN und VILTER (1941) scheint das Rückenschwimmen bei mehreren Arten innerhalb der Welsgattung Synodontis verbreitet zu sein. VILTER (1941) sowie HEUMANN, JACOBSOHN und VILTER (1941) studierten Synodontis batensoda und Synodontis schall (Bloch-Schneider 1801) in bezug auf die Umkehrung der Färbung und der Schwimmweise. Auch sie machen in erster Linie Veränderungen der Schwimmblase für das Zustandekommen des Rückenschwimmens verantwortlich. Auf Grund morphologischer Untersuchungen kommen sie zu der Auffassung, daß Synodontis batensoda infolge seiner, im Laufe der Jugendentwicklung sekundär nach ventral vergrößerten Schwimmblase auf dem Rücken schwimme, während Synodontis schall eine erheblich kleinere, dorsal liegende Schwimmblase habe und daher

mit dem Rücken nach oben schwimme.

Die von diesen Autoren gewonnenen Ergebnisse sind für die Erklärung des Rückenschwimmens nicht ausreichend, zumal sich die Untersuchungen auf fixiertes und wenig zahlreiches Material beschränken. Der Schluß vom morphologischen Befund auf funktionelle Zusammenhänge bedarf immer der physiologischen Überprüfung. Weiter erscheint nicht recht wahrscheinlich, daß das Rückenschwimmen nur auf morphologischen Gegebenheiten beruht, da eine große Anzahl anderer Fischarten, insbesondere solche, die im labilen Gleichgewicht schwimmen, ihre Lage durch von den Sinnesorganen her gesteuerten Ausgleichsbewegungen suchen. Daß solche Ausgleichsbewegungen auch bei dem Rückenschwimmerwels vorhanden sind, lehrt schon oberflächliche Beobachtung. In der vorliegenden Arbeit wird daher versucht, die morphologische und physiologische Bedingtheit des Rückenschwimmens möglichst umfassend zu klären.

Herrn Prof.Dr.F.P.MÖHRES danke ich für die Überlassung des Themas und wertvolle Anregungen und Hinweise.

Die Arbeit wurde gefördert aus Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die Herrn Prof.Dr.F.P.MÖHRES zur Verfügung standen.

II. Material und Haltung.

Als Rückenschwimmer sind folgende Arten der zu den Fiederbartwelsen (Mochocidae) gehörigen Gattung Synodontis bekannt geworden. Synodontis nigriventris, S.batensoda, S.membranaceus (Geoffroy 1809), S.resupinatus (Boulenger 1904). Die von den

obengenannten Autoren untersuchten S.batensoda und S.schall konnten leider nicht beschafft werden. Zu Vergleichsuntersuchungen dienten: S.alberti (Schilthuis 1891), S.angelicus (Schilthuis 1891), S.melanosticus (Boulenger 1906), S.notatus (Vaillant 1893), S.nummifer (Boulenger 1899) und S.brichardi (?). Weitere acht untersuchte, nicht rückenschwimmende Synodontisarten konnten bisher noch nicht bestimmt werden.

Der hauptsächlich untersuchte, erstmals 1950 in Europa eingeführte Synodontis nigriventris kommt ausschließlich im Zentralbecken des Kongo vor und erreicht eine Länge von ca. 10 cm. (Über das Vorkommen der übrigen untersuchten Synodontiden verweise ich auf STERBA 1959). Die Tiere wurden in Rahmenbecken von 34 1,50 und 150 l Inhalt gehalten. Da die Synodontiden direkte Sonnenbestrahlung sowie zu hellen Untergrund mieden, wurden die Becken außen an drei Seiten mit schwarzer Tammafarbe (Fa.Marabuwerke A.G. Tamm bei Stuttgart) gestrichen und der Boden mit gewaschenem Flußsand, der mit Aktivkohle vermischt wurde, bedeckt. Als Unterschlupf für die Fische dienten auf zwei Steine aufgelegte schwarze Schieferplatten sowie röte Vinidurplatten und Vinidurrohre. Die Wassertemperatur betrug 23-28° C. Gefiltert wurde über Aktivkohle. Die Fische erhielten Tubifex und gelegentlich geschabtes Rindfleisch als Futter. Die Haltung bot keine Schwierigkeiten. Allerdings gelang es bisher nicht die Tiere zur Nachzucht zu bringen, wie es PINTER 1958 gelang. Daher konnten sich die Untersuchungen nur auf halb- und vollerwachsene Tiere erstrecken.

III. Methoden.

Zur Feststellung der Wirkungsrichtung der einzelnen Flossen und der Flossenbewegungen wurde die Aluminiumstaubmethode von HOLST'S (1935, 1936) angewandt. - Bei der Schwimmblasenexstirpation wurde die von v.FRISCH und STETTER (1932) angegebene Methode angewandt. Die dorsale fest angewachsene Schwimmblasenwand wurde jedoch dem Tiere belassen. - Die Blendung der Tiere erfolgte durch Exstirpation der Augen in Urethannarkose. - Die Öffnung des starken Schädelpanzers wurde mit einem runden Cavitätenbohrer (Fa. Busch & Co.Engelskirchen Bez.Köln) ausgebohrt und mit Paraffin (Schmp.44°) wieder verschlossen. Eine künstliche Beatmung, wie sie v.FRISCH und STETTER (1932) verwendeten, war nicht nötig. Zur Untersuchung der Lage des Lapillus im Utriculus wurde anfangs die Aufhellungsmethode von AHRENS (1950) angewendet. Es erwies sich aber als zweckmäßig, die Lage- und Winkelbestimmungen an frisch getöteten und an fixierten Tieren durchzuführen, da bei der Aufhellungsmethode wegen der starken Brechung die Winkel, welche die Otolithen zu den einzelnen Fischebenen einnehmen, ungenau werden. Um die Otolithen in ihrer tatsächlichen Lage im Utriculus sehen und messen zu können, wurde die Schädeldecke des Fisches abgetragen und das Gehirn vorsichtig entfernt. Die Utriculi mit ihrem Lapillus sind dann sofort sichtbar, bei Sacculus und Lagena muß jedoch erst noch die sie umgebende dünne Knochenhöhle geöffnet werden. Die Lage des Bohrloches ergab sich je nach der Größe des Fisches 2 - 5 mm caudalwärts von der Mitte des Orbitarandes. Dabei wurde schräg nach unten gebohrt. Um die geeignetste Lage des Bohrloches und die Richtung des Bohrkanales am schnellsten zu finden entfernt man an einem toten Tier Schädeldecke und Gehirn, sodaß die Utriculi freiliegen. Es ist dann leicht den geeignetsten Ansatz des Bohrers und den Winkel des Bohrkanals zu finden, um genau auf den Utriculus zu stoßen. Es ist darauf zu achten, daß der Kiemenraum nicht angebohrt wird, da sonst fortwährend Atemwasser in die Operationshöhle gepreßt wird. Bei einiger

Übung ist die Lapillus- oder Utriculusentfernung in wenigen Minuten ohne Blutung ausführbar. - Für die histologischen Untersuchungen wurden die in einem Alkohol-Formolgemisch fixierten Tiere mit Trichloressigsäure entkalkt. Die Schnitte wurden in Azan gefärbt. - Zur Feststellung der Dreh- und Lagereflexe wurde die von LÖWENSTEIN (1932) beschriebene Wippe verwendet. Um die Flossenverwindungen photographisch festhalten zu können, wurde die Drehachse, im Gegensatz zu LÖWENSTEIN, nicht in die Fischlängsachse sondern nur parallel zu ihr gelegt. Durch diese Anordnung rotiert der Fisch mit der Bauchseite zur Drehachse beziehungsweise durch Umdrehen der Fischhalterung in der Plexiglasküvette um 180° mit dem Rücken zur Drehachse. (Abb.1).

IV. Verhalten der Synodontiden.

Bei vollem Tageslicht sind freischwimmende Tiere selten zu beobachten. Die Fische halten sich in Röhren, dunklen Aquarienecken oder unter Steinplatten auf. (Abb.2). Mit einsetzender Dämmerung und bei Nacht nimmt ihre Aktivität sofort zu, ebenso über Tag während einer vorübergehenden Verdunklung. Die Fische durchschwimmen nun, Synodontis nigriventris in Rückenlage, die anderen untersuchten Synodontiden in Bauchlage, die Becken in der vollen Ausdehnung. Die Barteln werden dabei bogenförmig nach vorne-seitlich gestreckt.

Beim Schwimmen mit Bartelkontakt, wenn der Fisch z.B. an einem Gegenstand entlangschwimmt, wenden alle Synodontiden dem Kontaktgegenstand die Bauchseite zu. Die Wasseroberfläche wird wie ein fester Gegenstand behandelt, d.h. bei Kontakt mit ihr können alle Synodontiden in Rückenlage schwimmen und bewegungslos ver-

harren. Der Unterschied zwischen Synodontis nigriventris und den übrigen untersuchten Synodontiden besteht nun darin, daß Synodontis nigriventris beim Verlassen des Kontaktes, also beim freien Schwimmen sich obligatorisch in die Rückenlage dreht und in Rückenlage weiterschwimmt. Sämtliche anderen Vertreter schwenken beim Verlassen des Kontaktes sofort in die Bauchlage herum. Alle Synodontiden können sich ohne Flossenbewegungen oder auffallende Körperverwindungen in die Rückenlage drehen. Beim Rückdrehen in die Bauchlage werden jedoch stets Körperverwindungen und leichte Flossenbewegungen ausgeführt. Je nach dem Füllungsgrad der Schwimmblase ist die Körperhaltung in Ecken oder an Pfählen verschieden. Hat das Tier Auftrieb, dann stellt es sich mit dem Kopf nach unten, ist es zu schwer, so steht es mit dem Kopf nach oben senkrecht an der Wand. Absinken oder Aufsteigen wird bei schwachem Auf- bzw. Abtrieb durch die Analflosse, stärkere Auf- bzw. Abtriebskräfte werden durch die Anal- und Bauchflossen und die stärksten durch die Schwanzflosse zusammen mit den vorgenannten Flossen ausgeglichen.

Bei den Ruhestellungen spielt thigmotaktische Verankerung eine große Rolle. Eine Berührung der Barteln oder der Lippen mit einem frei ins Wasser ragenden Gegenstand, z.B. Glasrohr, Schlauch, Pflanze etc., genügt den Tieren vollständig, um an diesen in Bauch- oder Rückenlage zu verharren. Hierbei werden die Barteln weit gespreizt. Ein Kontaktsuchen mit der ganzen Körperoberfläche, bei dem möglichst viele Kontaktpunkte des Körpers einen Gegenstand berühren, wie es SCHICHE (1921)

beim Zwergwels Amiurus nebulosus beschrieben hat, konnte bei Syndontis nigriventris nie beobachtet werden. Unter einer Steinplatte oder in einem Rohr können die Tiere sowohl mit dem Bauch auf dem Boden liegen als auch in Rückenlage unter der Decke hängen. Unter der Platte haben sie zumeist Auftrieb und werden an diese angepreßt. Dabei stemmen die aus der Bewegung kommenden Fische zuerst die Barteln an die Platte und ganz allmählich bekommt auch der Bauch mit dieser in Berührung. Der Auftrieb kann sichtbar gemacht werden indem man die Platte um einige Zentimeter langsam hochzieht. Die Tiere treiben dann, ohne Körper oder Flossenbewegungen auszuführen, mit aufwärts. Der Auftrieb kann gemessen werden wenn die Platte über einen Galgen mit einer Waage verbunden wird. Bei Synodontis nigriventris beträgt er im Mittel 5o mg. Ruhestellung in Rückenlage tritt bei den weißbäuchigen Vertretern Synodontis alberti, S.notatus und S.decorus seltener und kurzfristiger auf als bei den schwarzbäuchigen Synodontiden z.B. S.nigriventris, S.spec. 1.etc.

Bei der Futtersuche am Boden wird von den Synodontiden in der Regel der Sand durch kräftiges Senken des Mundbodens und des Brustschildes angesogen und hinter den Kiemendeckeln wieder fontänenartig ausgestoßen. Synodontis nigriventris bildet hierbei eine Ausnahme, er wühlt nicht. Von allen Synodontiden wird das Futter in der Hauptsache mit den Barteln und den Lippen gesucht. Fleischstücke werden von den Tieren nicht beachtet, solange ihre Geschmackstoffe die Barteln nicht erreicht haben

oder die Fleischstücke diese gar berühren. Die Nahrung wird am Boden von allen Vertretern in Bauchlage, im freien Wasser von Synodontis nigriventris in Rückenlage, von den übrigen Synodontiden in Bauchlage, an der Wasseroberfläche von allen in Rückenlage aufgenommen.

V. Die Bedeutung der Flossen beim Zustandekommen der Rückenlage.

Erste Beobachtungen ließen vermuten, daß die Flossen am Einstellen und Aufrechterhalten der Rückenlage beteiligt sind. Das wurde in den folgenden Versuchen geprüft.

Um die funktionelle Rolle auftretender kompensatorischer Flossenbewegungen beurteilen zu können, mußte zunächst die Wirkungsrichtung der einzelnen Flossen und Flossenbewegungen geklärt werden. Hierbei ergaben sich bezogen auf die normale Körperlage des Fisches, dieselben Wirkungsrichtungen wie sie v.HOLST (1936 und 1937) für eine Anzahl Meeresfische beschrieben hat: Rumpfende und Schwanzflosse wirken gerade nach hinten, schräg nach hinten-oben und hinten-unten. Bei den Brustflossen ist die Bewegungsmöglichkeit nach vorne sowie nach unten und oben stark eingeschränkt. Die Rückenflosse wirkt gerade nach hinten bis schräg nach hinten-oben. Die Bauchflossen wirken nach hinten, hinten-unten, hinten-oben und nach vorne, und die Afterflosse wirkt gerade nach hinten und hinten-unten.

Beim langsamen gleichmäßigen Schwimmen werden die Bauchflossen am häufigsten gebraucht, beim schnellen Schwimmen werden, wie

bei der Mehrzahl der Fische, Brust-, Rücken- und Bauchflossen angelegt. In der Rückenlage arbeiten Bauch- und Analflossen dem Absinken des Schwanzteils entgegen. Amputation einzelner und später sämtlicher Flossen einschließlich der Schwanzflosse, ergab, abgesehen vom Schlingern beim schnellen Schwimmen, keine Beeinträchtigung der Schwimmlage weder in Rücken- noch in Bauchlage. (Diese sehr weitgehende Operation wurde leicht ertragen. Die bis auf einen millimeterbreiten Saum abgeschnittenen Flossen regenerierten innerhalb von 3 - 4 Wochen vollständig). Das Verhalten an senkrechten Gegenständen sowie in Rückenlage unter der Platte war unverändert. Beim Drehen von der Bauchlage zur Rückenlage zeigte sich kein Unterschied zu Normaltieren; die Drehung von der Rücken- zur Bauchlage wurde mit Hilfe mehrerer Schwanzstielschläge, bei leicht eingekrümmtem Körper, durchgeführt. Die Fähigkeit, sich in die Rückenlage zu drehen und in dieser zu schwimmen, wird also durch die Ausschaltung der Flossen nicht aufgehoben.

VI. Gestalt und Funktion der Schwimmblase.

Die Gestalt der Schwimmblase, ihre relative Größe und Lage ist bei allen Synodontiden fast gleich (Abb. 3 und Tab. 1 Seite 11) und entspricht im Prinzip dem von EISSELE (1922) für die Siluriden beschriebenen. Der unpaare Vorderteil, in den ventral der gut ausgebildete Ductus pneumaticus eintritt, hat ungefähr das selbe Volumen wie die durch ein kräftiges Längseptum halbierte hintere Schwimmblasenabteilung (Abb.4).

Tabelle 1.

Körper- und Schwimmblasenmaße der Synodontiden in mm.

K_L	K_B	B	S_L	S_B	K_L	K_B	B	S_L	S_B
Synodontis nigriventris					**Synodontis spec. 3**				
21	5,9	4	3,9	3,9	69,5	19	15	14,8	14,5
26	6	5	5	5	53,5	14,5	11,5	11	10,5
42,5	12	9	9	8	54	15,5	11,5	11	11
45	13	10	10	9,5	66	17,5	14	14	12
62	18	13,9	14	13	72	21	15,5	15	13,5
62	18	13	13	12	82	21,5	16	16	15
69	21,5	16	16	15	82	21,5	16	17	15
44	13,5	10,5	9	9	110	27	22	23	18
49	14	11	11	10	160	37	34	35	25
54	15	12	12	11	**Synodontis notatus**				
92	23	17,5	17	15,5	172	-	29	30	25
Synodontis spec. 1					**Auchenoglanis occidentalis**				
60	16,5	12	12	11	87	-	16	14	14
76	19	14	15	14	**Parauchenoglanis macrostoma**				
94	21	18	18	17	122	33	26	26	24
95	23	17	18	17					
Synodontis spec. 2					**Synodontis spec. 4**				

K_L = Körperlänge; K_B = maximale Körperbreite; B = Brustbreite, gemessen von Brustflossengelenk zu Brustflossengelenk,

S_L = Schwimmblasenlänge; S_B= Schwimmblasenbreite.

Ein narkotisierter Rückenschwimmerwels treibt, je nach dem Füllungsgrad der Schwimmblase, an der Oberfläche oder schwebt in einer bestimmten Wassertiefe oder sinkt zum Boden ab. In jedem Fall geschieht dies in Rückenlage, wobei manchmal der Kopf oder der Schwanz etwas Tiefer hängt.

Wird Synodontis nigriventris in ein Unterdruckgefäß gebracht, dann spuckt er bei - 133 mm Hg, im Vergleich zur Elritze (- 57 mm Hg), erst bei doppelt so hohem Unterdruck Luft, die ausschließlich hinter den Kiemendeckeln austritt. Ins Becken zurückgebracht, schwimmen die Tiere trotz des Gasverlusts in Rückenlage.

Bei den folgenden Versuchen wurden die Fische leicht mit Urethan narkotisiert um die Körperlage ohne ausgleichende Flossen- und Körperbewegungen, und später mit deren langsamem Einsetzen beim Nachlassen der Narkose beobachten zu können. Das Schwimmblasengas wurde mit einer durch die Rückenmuskulatur gestochenen Injektionsspritze entnommen. Dabei konnte anfangs auf eine quantitive Entleerung verzichtet werden, da es lediglich galt den hydrostatischen Auftrieb zu vermindern. Das Maß der Entleerung zeigte sich sofort an den eingezogenen Flanken und dem eingezogenen Bauch.

Wird einem Tier auf die oben beschriebene Weise die Schwimmblase entleert, dann sinkt es sofort ab und bleibt mit dem Rücken am Boden, seitlich auf einen Brustflossenstrahl gestützt, liegen. Wenn mit abklingender Narkose allmählich Flossen- und Rumpfmuskulatur wieder gebrauchsfähig werden, beginnt das noch desorientierte Tier sich im Kreise zu drehen

und in Rückenlage unter kräftigem Einsatz der Flossen umherzuschwimmen. Dabei schwimmt es auch in Rückenlage von unten eine über dem Aquarienboden frei hängende Platte an und versucht sich unter dieser zu halten, was aber anfangs nicht gelingt. Nach einiger Zeit sinkt es erschöpft ab. Dieser Vorgang wiederholt sich mehrmals. Kommt Synodontis nigriventris während dieser Zeit am Boden auf den Bauch zu liegen, so dreht er sich beim Losschwimmen sofort in die Rückenlage um. Erst nach geraumer Zeit kämpft sich der Fisch zur Wasseroberfläche hoch und schnappt Luft. Auch Tiere, denen die Schwimmblase völlig evakuiert wird, und die von der Wasseroberfläche durch eine daraufgegossene feste Paraffinschicht längere Zeit abgetrennt sind, schwimmen immer in Rückenlage. In Aquarienecken stehen sie ausschließlich mit dem Kopf nach oben und sind von Normaltieren nur durch die eingefallene Flanken und Bauchseite, sowie ihre heftige Schwimmbewegungen zu unterscheiden. Der Vollständigkeit halber wurde auch die Schwimmlage einiger fixierter Tiere untersucht. Alkoholfixierte Fische, deren Schwimmblase völlig mit Wasser gefüllt ist, liegen ebenfalls in Rückenlage am Boden. Legt man diese Tiere auf den Bauch und gibt konzentrierte Kochsalzlösung in das Gefäß, dann werden sie, durch das höhere spezifische Gewicht der Lösung, vom Boden abgehoben und sofort in die Rückenlage gedreht.

Nach der Zweipendelmethode, außerhalb des Wassers durchgeführte Schwerpunktsbestimmungen ergaben, daß bei luft- und wassergefüllter Schwimmblase der Schwerpunkt in der Höhe der Schulterfortsatzspitze liegt und sich nur unwesentlich verändert. Zusammenfassend läßt sich also sagen: Die Schwimm-

blase spielt für das Zustandekommen und die Aufrechterhaltung der Rückenlage keine Rolle. Bei Entfernung sämtlicher Flossen und der Schwimmblase oder deren Evakuierung, ist Synodontis nigriventris noch fähig die Rückenlage allein mit Hilfe der Körper- und Schwanzstielbewegungen einzunehmen und aufrecht zu erhalten. Die Versuche mit den alkoholfixierten Tieren, deren Schwimmblase mit Wasser gefüllt ist, ließen erkennen, daß bei der Massenverteilung die zu der Rückenlage führt nicht das Auftrieb gebende Schwimmblasengas die Hauptrolle spielt, sondern das Gewicht des bei allen Synodontiden mächtig ausgebildeten Rücken- und Schädelpanzers.

VII. Ausschaltung des Panzergewichts.

Der starke Schädel- und Rückenpanzer erreicht bei allen Synodontiden beträchtliche Dicke. So ist er z.B. bei 4,5 cm langen Synodontis nigriventris 1,0 mm, 2,7 cm S.nigriv. 0,5 mm und bei 15 cm langen S.notatus 3 mm stark. (Alle Werte wurden am medianen Schädeldach in Höhe des caudalen Orbitarandes gemessen). Die bei Elritzen von 7,5 cm Länge gemessenen Werte liegen im Durchschnitt bei 0,15 mm Dicke. Um den Einfluß des Panzergewichtes auf das Rückenschwimmen feststellen zu können genügt es nicht, dieses mit Hilfe von Gewichten auszugleichen (z.B.Hg-Patrone unter der Bauchdecke oder Anbringen eines Paraffinblocks am Rücken). Sämtliche Synodontiden sind in der Lage, je nach Größe des Tieres, angehängte Gewidhte von mehreren Gramm mit Hilfe des Körpers und der Flossen auszugleichen, ohne

daß sich die Schwimmlage dabei ändert. Es galt daher das Panzergewicht als solches auszuschalten. (Hierzu wurde der Panzer mit einem Cavitätenbohrer bis auf eine dünne Decke abgefräst. Die Tiere überstanden diesen Eingriff gut, wenn das Abfräsen arealweise durchgeführt und jeweils solange abgewartet wurde bis das zuvor abgefräste Areal wieder von der Epidermis überzogen war. Damit sich die Fische nicht allmählich an das fehlende Gewicht gewöhnen konnten, wurden nach dem Eingriff kleine Schraubenmuttern aus Messing mit Hilfe einer Wundklammer am caudalen Rückenpanzerende befestigt). Solche Versuchstiere schwimmen, nach Wegnahme des Gewichtes, in den ersten beiden Tagen in Bauchlage im Becken umher. Dabei versuchen sie laufend in die Rückenlage zu kommen, indem sie nach vorne zu tauchen versuchen. Da jedoch das Panzergewicht fehlt, die Schwanzbewegung aber schon nach einem Schlag eingestellt wird, kommt es nicht zur Drehung, sondern die Tiere wippen auf und ab. Versuchen die Fische schließlich durch heftig andauernde Schwanzbewegungen in die Rückenlage zu kommen, dann torkeln sie wie beidseitig entstatete. Bei anschließenden Ruheperioden nehmen sie wieder die Bauchlage ein. Erst 2 - 3 Tage nach der Wegnahme des Gewichtes können sie das fehlende Panzergewicht bei der Drehung einkalkulieren und damit wieder in Rückenlage schwimmen. Die Aufrechterhaltung der Rückenlage erfordert nun aber ständige Lagekorrekturen. Die übrigen Synodontiden schwammen in den ersten 8 Tagen nach dem Eingriff unter der Platte oder an der Wasseroberfläche so gut wie nie in Rückenlage. Nach drei Wochen verhielten sie sich jedoch wieder wie gewohnt.

Tote Tiere mit abgefrästem Panzer liegen, im Gegensatz zu denen mit Schädel- und Rückenpanzer, ebenfalls in Bauchlage im Wasser.

VIII. Ein- und beidseitige Ausschaltung des Gesichtssinnes.

Auffallend groß sind bei allen Synodontisarten die Augen. Alle Tiere antworten auf Lichtreize und auf Bewegungen mit sofortigen Ausweichreaktionen. Licht-Lot-Versuche wurden sowohl mit hell- als auch dunkeladaptierten Fischen durchgeführt. Bei sämtlichen Tieren konnte keine Licht-Lot-Reaktion festgestellt werden. Dabei wurde streng vermieden, daß die Fische während dieser Versuche mit dinem Gegenstand in Kontakt standen.

Einseitig geblendete Synodontis nigriventris verhalten sich wie normale. Beidseitige Blendung führt zur völligen Schwärzung der Haut, die bei Dunkelheit fast vollständig wieder verschwinden kann. Das Verhalten dieser blinden Tiere wird in den ersten Tagen stärker durch die Thigmotaxis beeinflußt, die Schwimmweise ändert sicht nicht. Der Gesichtssinn hat also auf die Rückenlage keinen Einfluß.

IX

IX. Bau und Funktion des Labyrinths.

In bezug auf die Ausbildung und Lage der einzelnen Teile des Labyrinths unterscheidet sich Synodontis nigriventris, sowie sämtliche anderen Synodontiden, kaum von der Elritze. (WOHLFAHRT 1932, v.FRISCH und STETTER 1932). Die präparative und histologische Untersuchung des Utriculus ergab bei allen untersuchten Fischen, daß der parallel der Macula utriculi

liegende Lapillus um ca. 50° gegen die Querachse des Kopfes geneigt ist und außerdem um ca. 10° von der Fischlängsachse abweicht. (Abb. 5 und 6). Der rostrale Teil der Macula utriculi von Synodontis nigriventris unterscheidet sich nicht von der der Elritze (WOHLFAHRT 1932). Er liegt bei beiden am Boden des Utriculus und steigt an dessen lateraler Wand, mit dem verbreiterten lateralen Macularand (MYGIND 1927) bandartig hoch, um dann gleichmäßig nach dorsal umzubiegen. Dieselben Verhältnisse wie bei Synodontis nigriventris liegen auch bei den übrigen Synodontiden vor.

Der Lapillus von Synodontis nigriventris ist deutlich in Form und Ausbildung von dem der übrigen Synodontiden und dem der Cypriniden verschieden. Der Cyprinidenlapillus (z.B. von Leuciscus rutilus) besteht aus einem milchig weißen Mittelstück (knollige Erhebung, Bunos, nach WERNER 1928), das an seinem vorderen Ende eine halbbogenförmige Leiste aufweist, an der das Aufhängeband ansetzt. Dieses Aufhängeband führt von der lateralen Lapillusseite strangartig zum Utriculusdach und ist mit diesem hinter der Einmündung der Ampulle des horizontalen Bogenganges verwachsen (Abb. 7/9a). An seinem hinteren Rand wächst der Otolith caudalwärts, parallel den Seiten des Mittelstücks weiter und endet in einer Spitze. Die Unterseite, mit der der Lapillus auf dem Sinnesepithel ruht, stellt eine leicht konvex gebogene Fläche dar.

Bei Synodontis nigriventris (21 mm lange Tiere) ist der dorsale Rand des Mittelstückes (Abb. 10), das hier keine knollige Erhebung aufweist, caudal- und cranialwärts in zwei ungefähr gleichgroße zunächst noch sehr dünne und durch-

sichtige Abschnitte verlängert. Während nun der caudale Ansatz dieselbe Dicke wie das Mittelstück erreicht, bleibt auf der Ventralseite zwischen dem Mittelstück und dem verstärkten Vorderrand des cranialen Abschnittes eine tiefe und breite Aussparung, sodaß der Vorderrand einen Halbbogen darstellt. Der hintere Lapilluszuwachs erfolgt jedoch nicht parallel den Seiten des Mittelstückes. Dadurch geht die ursprüngliche caudale Spitze verloren, der Lapillus wird hinten rund und die Laterale Seite verläuft im Utriculus bis zu ihrem Ende horizontal. Das Aufhängeband des Lapillus (Abb. 8, 9b) zieht in der Aussparung zwischen dem Mittelstück und dem rostralen Bogen hindurch, steigt dann zum Utriculusdach hoch und inseriert ebenfalls hinter der Ampulle des horizontalen Bogenganges.

Der vordere Halbbogen findet sich auch bei den übrigen Synodontiden, ferner, allerdings weniger stark ausgeprägt, bei den Gattungen Corydoras, Auchenoglanis, Malapterurus, Cryptopterus und Silurus glanis. Der hintere Lapilluszuwachs verläuft bei ihnen jedoch parallel zu den Seiten des Mittelstücks, sodaß die hintere Spitze erhalten bleibt und wie bei den Cypriniden schräg nach hinten unten zeigt. (Es ist erstaunlich, daß bei den weißbäuchigen Vertretern der Synodontiden die Spitze des Lapillus, besonders des Mittelstücks, außergewöhnlich stark ausgebildet ist). Der caudale Ansatz des Mittelstücks erreicht bei keiner Art dieselbe Dicke wie das Mittelstück. (Abb. 10).

Eine von den in Bauchlage schwimmenden Fischen abweichende Lapillusform zeigen auch der Schrägsteher Thayeria Boehlkei, bei dem der Lapillus in der Längsachse abgewinkelt ist, und

die Scholle (Pleuronectes platessa), bei der der Lapillus der Oberseite stark gezackt und der der Unterseite mehr rund ist. Bemerkenswert ist jedoch, daß die Sagitta des Sacculus von Pleuronectes platessa eiförmig und wie die Lapilli sämtlicher untersuchter Fische (siehe oben) ca. 50° aus der Querachse und ca. 10° aus der Längsachse gedreht ist.

Um zu klären, ob der Utriculus allein oder auch der Sacculus als Gleichgewichtsorgan dient, wurde den Tieren zuerst einseitig, dann beidseitig der Utriculus entfernt. Die einseitige Exstirpation erbrachte sogleich zwei bemerkenswerte Tatsachen: 1. Junge Synodontis nigriventris (Tiere bis zu 3 cm Länge) zeigen nach einseitiger Entstatung keine Rollungen zur entstateten Seite, wohl aber die größeren Exemplare. 2. Synodontis nigriventris schwimmt nach einseitiger Entstatung, die größeren Tiere nach der Phase der Rollungen zur entstateten Seite, immer noch in Rückenlage und liegt mit der operierten Seite tiefer im Wasser. Dabei verhält sich Synodontis nigriventris genau umgekehrt wie andere einseitig operierte Fische. Synodontis nigriventris müßte normalerweise, da er in Rückenlage schwimmt, mit der entstateten Seite höher im Wasser liegen. Die anderen Synodontiden zeigen, mit Ausnahme der nur 2 - 3 Stunden andauernden Rollungen zur entstateten Seite, das selbe Verhalten wie die Elritze (LÖWENSTEIN 1932).

Beidseitige Utriculusexstirpation führt zu den bei LÖWENSTEIN beschriebenen Taumelbewegungen. Die Tiere hängen nach diesen heftigen Bewegungen entweder in Rückenlage unter der Wasseroberfläche oder liegen in Rückenlage am Boden. Alle beidseitig

operierten Tiere schwimmen mit leichten Schwanzstielbewegungen in Rückenlage im Becken umher. Berühren sie dabei einen Gegenstand oder einen anderen Fisch so beginnen sie wieder heftig zu rollen und zu torkeln. Schon eine Stunde nach der Operation werden die Flossen zusammengefaltet, das Flossenspiel ist verlorengegangen. (Trotz besonderer Sorgfalt konnten beidseitig entstatete Synodontis nigriventris nie länger als 8 - 10 Tage am Leben erhalten werden. Die Tiere zeigten einen ganz außerordentlich starken Tonusverlust der Stammuskulatur. Bei ihnen knickte der Schwanzstiel in Höhe der Analflossen fast um 90° nach seitlichventral ab. Wurden derart frei im Wasser schwebende Tiere berührt, dann taumelten sie wild in den Becken umher. Nachdem sie sich beruhigt hatten, schwebten sie einige Zeit wieder mit geradegestrecktem Körper in Rückenlage. Später krümmte sich der Schwanzstiel wieder ein und derselbe Vorgang wiederholte sich).

Für Synodontiden ist also der Utriculus das ausschlaggebende Organ der Gleichgewichtsorientierung.

Das Tieferhängen der operierten Seite bei einseitiger Utriculusausschaltung läßt vermuten, daß die Rückenlage die Normallage (reflexlose Lage) von Synodontis nigriventris darstellt. Der Beweis hierzu kann durch die Flossen- Dreh- und Lagereflexe nach der LÖWENSTEIN'schen Methode erbracht werden.

1. Feststellung des Drehreflexes. Bei der hierzu erforderlichen schnellen Drehung werden die Flossen, der Drehung voraus, in der Drehrichtung verbogen. Dieses Ergebnis entspricht den nochmals selbst nachgeprüften Befunden LÖWENSTEIN's bei der Elritze und anderen Fischen. Beim Anhalten der Wippe in Seiten-

lage schwingen bei Synodontis nigriventris die Flossen jedoch über die Fischhochachse hinweg auf die andere Seite!

2. Feststellung des Lagereflexes. Bei langsamer Drehung, wobei die Bauchseite zur Drehachse zeigt, verbiegen sich die Flossen entgegengesetzt der Drehrichtung. Die Flossenverwindung ist also genau entgegengesetzt von der anderer Fische und der übrigen Synodontiden. (Abb. 11). Zeigt der Rücken zur Drehachse (Rückenlage), dann verwinden sich die Flossen von Synodontis nigriventris in der Drehrichtung (Abb. 12).

Bei der Elritze und anderen in Bauchlage schwimmenden Fischen ist der Drehreflex (kompensatorische Flossenschwenkung) dem Lagereflex (kompensatorische Flossenstellung) gleichgerichtet. D. h., beim Anhalten der Schwenkung geht der Drehreflex in den dieser Stellung entsprechenden Lagereflex über (LÖWENSTEIN 1932). Bei Synodontis nigriventris sind Dreh- und Lagereflexe in der Bauchlage einander entgegengesetzt gerichtet. Beim Anhalten der Drehung schwenken die Flossen über die Fischhochachse hinweg zu der dieser Schräglage entsprechenden Flossenstellung. Für Synodontis nigriventris ist also die Rückenlage die physiologisch normale Schwimmlage.

X. Die Bedeutung des Tastsinnes der Barteln und der Lippen.

Von besonderer Bedeutung für die Schwimmlagen (Bauch- und Rückenlage) der Synodontiden ist der Tastsinn der Barteln und der Lippen. Wie bereits in Kapitel IV ausgeführt, zeigen die Synodontiden ein anderes Kontaktverhalten als der Zwergwels (Amiurus nebulosus). Amiurus versucht mit möglichst vielen Stellen seines Körpers Kontakt zu erhalten, bei den Synodontiden

genügen hierfür jedoch die Lippen oder die Barteln. Der Einfluß des Bartel-Lippenkontakts auf die Schwimmweise ist so stark, daß ein schnell schwimmendes Tier bei überraschender Bartelberührung mit einem Gegenstand diesem so schnell den Bauch zukehrt, daß es aus seiner Bahn geschleudert wird.

1. Entfernung der Barteln. Entfernt man Synodontis nigriventris die Barteln, dann ändert das Tier sein Verhalten nicht. Es werden nun die völlig gleichwertigen Lippen benützt. Beim Verlassen des Kontakts wird sofort die Rückenlage eingenommen. Entfernt man geblendeten Synodontis nigriventris die Barteln, so verlassen sie in den ersten Tagen weniger oft den Kontakt.

Tiere, die mit Hilfe eines großen Paraffinblocks (Abb. 13) in die Bauchlage gezwungen werden, schwimmen solange im Wasser umher bis sie Kontakt finden, worauf sogleich die Flossenbewegungen eingestellt werden. Für die Auslösung dieses Verhaltens genügt es, wenn ein frei ins Wasser gehaltener Stab die Barteln berührt. Das bedeutet also: zum Schwimmen in Bauchlage muß unbedingt Bartel- oder Lippenkontakt vorhanden sein, denn fehlt dieser, dreht sich Synodontis nigriventris sofort in die Rückenlage.

2. Ausschaltung des Bartel- und Lippentastsinnes mit dem Anästheticum Gingicain-G. (Hersteller: Farbwerke Hoechst, Pharm.-Wissenschaftl.Abteilung. Frankfurt (M) - Hoechst. Aus der Zerstäuberdose, aus der jeweils eine gleichbleibende Menge ausgesprüht wird, wurden 3 - 4 Sprühstöße mit 50 cm^3 Wasser vermischt. Die Lösung wurde mit einem Wattepfropf aufgenommen und an die Lippen und Barteln gebracht). Mit anästhesierten Barteln und Lippen schwimmen normale und geblendete Tiere im

freiem Wasser sowohl in Rückenlage als auch in Bauchlage. Die Lageabweichungen werden immer zu der gerade eingehaltenen Bauch- oder Rückenlage korrigiert, wobei die Rückenlage am häufigsten auftritt. Zwischen geblendeten und sehenden Tieren sowie zwischen ganz in Gingicainlösung eingetauchten und den nur an den Barteln und Lippen anästhesierten zeigen sich keine Unterschiede.

3. Durchtrennung der Facialis-Trigeminusnerven. Einseitige Maxillar- und Mandibularnervendurchtrennung sowie beidseitige Maxillar- oder Mandibularnervendurchtrennung ergeben keine Unterschiede im Verhalten. Eine noch innervierte Bartel oder eine Lippenhälfte genügt für das Kontaktverhalten des Tieres. Bei beidseitiger totaler Nervendurchtrennung in der rostralen Orbitahälfte (Abb. 14) werden die Barteln unbeweglich, ihr Tastsinn und der der Lippen geht verloren. Berühren oder Abbiegen der Barteln löst keine Reaktion mehr aus, eine leichte Berührung des Körpers läßt die Fische aber sofort wegschnellen. Der Gesichtssinn bleibt selbstverständlich bei diesem Eingriff erhalten. Kurz nach der Operation schwimmen einige Tiere in Bauchlage durch das Becken, aber bereits eine Stunde nachher wird von allen operierten Tieren ausschließlich die Rückenlage eingenommen. Die Fische schwimmen selbst am Grund nur noch in Rückenlage. Überschlagen sie sich beim Anstoßen an einen Gegenstand in die Bauchlage, dann drehen sie sich sofort wieder in die Rückenlage um. Ein Senkrechtschwimmen an der Wand oder in einer Ecke ist zunächst nicht mehr zu beobachten. (Drei bis vier Tage nach der Nervendurchtrennung können die Tiere wieder in den Aquarienecken mit dem Kopf nach oben oder unten stehen.

Dabei berührt der Bauch die Wand. Es handelt sich sehr wahrscheinlich um eine Sensibilisierung und Funktionsübernahme durch den Hauttastsinn. Nach 10 - 16 Tagen zeigen die Fische wieder ein fast normales Verhalten. Eine abermalige Schnittführung an der früheren Operationsstelle ließ die Tiere wieder ausschließlich in Rückenlage schwimmen. Ob durch Regeneration eine Nervenbrücke neu entstanden war konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Dieselben Ergebnisse lassen sich, ohne Ausschaltung der Nerven durch folgende Versuchsanordnung, erzielen: Die Lippen und Barteln werden derart auf ein in einem Drahtring ausgespanntes Stoffnetz gelegt, daß sie mit ihm in innigen Kontakt stehen. Ein am Drahtring angebrachter Bügel wird am Rückenpanzer mit einer Wundklammer befestigt. Mit dieser Vorrichtung zeigen die Fische folgendes Verhalten: Das Tier schwimmt nun sowohl in Bauch- als auch in Rückenlage durchs freie Wasser. Welche Schwimmlage der Fisch einnimmt, hängt jetzt davon ab, in welcher Lage er zufälligerweise losschwimmt. Liegt das Tier auf dem Bauch am Boden und schwimmt ab, so schwimmt es in Bauchlage. Es dreht sich während des Schwimmens nicht in die Rückenlage um. Liegt es in Rückenlage am Boden, dann schwimmt es in dieser Lage durchs freie Wasser. Ein Tier, das in Rückenlage zum Boden schwimmt dreht sich beim Berühren des Bodens nicht in die Bauchlage. Diese Befunde decken sich mit den zuvor beschriebenen. Es steht somit fest: Synodontis nigriventris kann die Bauchlage nur einnehmen, wenn die Barteln oder die Lippen einen Gegenstand berühren. Bei Verlust des Kontakts dreht sich Synodontis nigri-

ventris sofort in die Rückenlage. Die Schwimmweise Bauchlage oder Rückenlage wird demnach vom Bartel- und Lippentastsinn gesteuert. Zwischen dem Bartel- und Lippentastsinn und dem Gleichgewichtssinn muss somit eine enge, funktionelle Verknüpfung bestehen.

Die übrigen Synodontiden drehen bei Berührung mit einem Gegenstand ebenfalls diesem den Bauch zu. Verlust des Tastsinnes läßt diese Reaktion auch bei ihnen ausfallen. Die Tiere sind auch nicht mehr in der Lage, an der Wasseroberfläche in Rückenlage zu schwimmen. Sie halten sich nun meist am Boden auf, ein Schwimmen im freien Wasser ist selten zu beobachten. Beidseitige Nervendurchtrennung führte auch bei ihnen anfangs zu einem Rückenschwimmen im freien Wasser, das jedoch nur kurze Zeit andauerte.

Vergleicht man die bei Synodontis nigriventris und den übrigen Synodontiden gefundenen Ergebnisse, so ergibt sich folgendes: Bei Kontakt sind alle Synodontiden in der Lage sämtliche Körperstellungen im Raum einzunehmen. Bei fehlendem Kontakt nimmt Synodontis nigriventris ausschließlich die Rückenlage, die übrigen Synodontiden ausschließlich die Bauchlage ein.

XI. Diskussion.

Obgleich Synodontis nigriventris kein ausgesprochener Bodenfisch ist und relativ große Augen besitzt, zeigt er doch keine Beteiligung der Augen bei der Körperorientierung. Das gilt auch für andere Welse wie kürzlich BOGENSCHÜTZ (1961) bei Corydoras schultzei und SCHICHE (1921) bei Amiurus nebolosus nachgewiesen haben.

Die Feststellung, daß die Schwimmblase für das Rückenschwimmen keine entscheidende Rolle spielt, steht im Gegensatz zu den Befunden VILTER's (1941), der die Schwimmblase bei Synodontis batensoda für das Rückenschwimmen allein verantwortlich macht. Für die Klärung solch unterschiedlicher Ergebnisse müssen sämtliche für das Rückenschwimmen in Frage kommenden Faktoren berücksichtigt werden. Von der rein physikalischen Seite her gesehen wird das Rückenschwimmen unterstützt durch die nach oben wirkende Kraft des Schwimmblasengases und die nach unten wirkende Kraft des Kopf- und Rückenpanzers. Ein narkotisierter oder toter Synodontis nigriventris liegt daher immer in Rückenlage. Da er jedoch auch mit evakuierter oder wassergefüllter Schwimmblase in Rückenlage, mit abgetragenem Panzer, trotz luftgefüllter Schwimmblase, aber in Bauchlage liegt, so zeigt dies eindeutig, daß die in der Rückenlage drehende Kraft des Panzers größer ist als die nach oben wirkende Kraft des Schwimmblasengases. Darüberhinaus zeigt die Tabelle S 11, daß die Schwimmblasengröße bei allen Synodontiden gleich der "Brustbreite" ist. Die von VILTER (1941) und HEUMANN, JACOBSOHN und VILTER (1941) beschriebenen Schwimmblasengrößenunterschiede sowie unterschiedliche Lagerungsverhältnisse der Schwimmblase bei Rückenschwimmern und Nichtrückenschwimmern kann ich nicht bestätigen. Die Schwimmblase kann somit allein nicht für das Rückenschwimmen verantwortlich gemacht werden. Beim lebenden Tier müssen außer Massenverteilung und Auftriebskräften auch die durch Sinneswahrnehmungen ausgelösten aktiven Körperstellreaktionen berücksichtigt werden.

In diesen Zusammenhang gehören die von WERNER (1911) beschriebenen Ruhe- und Schlafstellungen der Synodontiden und anderer Fische (ROMEIS 1911, KRÜGER 1913, CARAZZI 1913). Da sämtliche Synodontiden mit Kontakt unter Platten und an der Wasseroberfläche unbeweglich in Rückenlage liegen können, so muss diese "Ruhestellung" rein durch Massenverteilung und Auftriebskräfte (Panzergewicht und Schwimmblasengas) also ohne Kraftaufwand zustande kommen.

Die in Abschnitt X durchgeführten Versuche erbrachten das Ergebnis, daß der Tastsinn der Barteln und der Lippen direkt die Schwimmlagen, Bauch- oder Rückenlage, beeinflußt. Zur Erklärung des ungewöhnlichen freien Schwimmens in Bauchlage von Synodontis nigriventris und der anderen Synodontiden in Rückenlage unmittelbar nach den verschiedenen Eingriffen, könnte man daran denken, daß es sich im Falle der Nervendurchtrennung um ein Feuern des abgeschnittenen Nerven handelt, sodaß das Kontaktverhalten ausgelöst wird. Die Versuche mit dem Netz an den Barteln und Lippen, also bei ständigem Kontakt, zeigten deutlich, daß der Bartel-Lippentastsinn und damit das Kontaktverhalten bereits ausgelöst ist, denn sonst könnte sich das Tier beim Berühren des Bodens umdrehen. Inwiefern sich bei den Versuchen mit anästhesierten Barteln noch Nebenerscheinungen durch direkte Einwirkung des Anästheticums auf die Haut ergaben wurde nicht untersucht. Das Schwimmen in Rücken- oder Bauchlage konnte hier nur kurzzeitig beobachtet werden, da die Wirkung des Gingicains im Aquarienwasser rasch wieder aufgehoben wurde.

Die Versuche zur ein- und beidseitigen Ausschaltung des Laby-

rinths, sowie zur Feststellung der Flossendreh- und-Lagereflexe zeigten eindeutig, daß die Rückenlage für Synodontis nigriventris die normale Schwimmlage ist. Die Bogengangsreflexe arbeiten normal wie bei allen in Bauchlage schwimmenden Fischen. Die vom Utriculus gesteuerten Lagereflexe dagegen sind umgekehrt, hier gilt die Rückenlage als die 0^{o}-Lage.

Das wird durch folgende Tatsachen bewiesen: 1. Im freien Wasser (ohne Kontakt) schwimmt Synodontis nigriventris immer in der Rückenlage. 2. Nach Abtragung des Panzers versucht Synodontis nigriventris unablässig in die Rückenlage zu kommen. Sind solche Tiere nach einigen Tagen wieder fähig in Rückenlage zu schwimmen, dann bedarf diese Körperlage ständiger Gleichgewichtskorrekturen. 3. Bei evakuierter Schwimmblase wird die Rückenlage durch vermehrte Flossen- und Schwanzstielbewegungen aufrecht erhalten. 4. Ein in Bauchlage schwimmender einseitig entstateter Fisch (Elritze, Rotauge etc.) liegt nach der Phase des Drehens zur entstateten Seite mit der operierten Seite tiefer im Wasser. Da aber Synodontis nigriventris stets in Rückenlage schwimmt, müßte er, wäre die Bauchlage seine Normallage, mit der operierten Seite höher im Wasser liegen. 5. Die Untersuchung des Lagereflexes an einer Anzahl in Bauchlage schwimmender Fische (Elritze, Rotauge, und die übrigen Synodontiden) ergab, daß die Flossen in der Drehrichtung verwinden. Synodontis nigriventris verwindet aus der Bauchlage gedreht, die Flossen jedoch entgegengesetzt der Drehrichtung. 6. Bei vollständiger Denervierung der Barteln und Lippen schwimmt Synodontis nigriventris nur noch in Rückenlage.

Kommt er zufällig in die Bauchlage, so dreht er sich sofort in die Rückenlage zurück.

Wie kommt es nun bei Synodontis nigriventris zu dieser, gegenüber den anderen Fischen, umgekehrten Normallage? Nach den Angaben von PINTER (1958), DAGET (1948) und VILTER (1941) schwimmen die jungen Synodontis nigriventris und Synodontis batensoda bis zur 7.-8. Lebenswoche in Bauchlage und nach der 9.-10.Lebenswoche in Rückenlage. Innerhalb dieser 14 Tage müssen also die Veränderungen vor sich gehen, welche die Normallage um 180° drehen. Pleuronectiden machen bekanntlich eine ähnliche Entwicklung durch, wenn sich die bilateralsymmetrische freischwimmende Larve zu dem in Seitenlage liegenden, bodenbewohnenden Jungfisch umwandelt. Die Lagerung der Labyrinthteile zum Gehirn ändert sich bei beiden Fischarten nicht (JACOB 1928). In bezug auf die Labyrinthfunktionen kommt JACOB zu der, allerdings nicht sehr einleuchtenden Annahme, "daß der junge Pleuronectes den bilateralsymmetrischen Funktionstyp gar nicht kennen gelernt hat. Bei der in Bauchlage schwimmenden Jugendform gewährleisten rein mechanische Bedingungen das Schwimmen in Bauchlage". Die Verarbeitung der Labyrinthreflexe müßte dann erst für den in Seitenlage liegenden Pleuronectes reifen. Dieselbe Ansicht vertritt BETHE (1894), wonach die anfangs im stabilen mechanischen Gleichgewicht schwimmenden Fische die Verwertung der Gleichgewichtserregungen erst im Laufe der Zeit erlernen sollen. Beide Autoren schreiben also dem stabilen mechanischen Körpergleichgewicht bei der Erhaltung der Körperlage sehr vieler Jungfische die Hauptrolle zu. Sollte diese Auffassung zutreffen, dann könnte bei Synodontis nigriventris ein verstärktes Panzerwachstum in den ent-

scheidenden Lebenswochen dazu führen, daß die stabile mechanische Gleichgewichtslage die Rückenlage wird. Der Fisch würde erst im Laufe der kritischen Zeit die Labyrintherregungen zu verwerten erlernen und so die Rückenlage zu seiner Normallage machen.

Jedoch werden auch bei einem stabilen mechanischen Gleichgewicht dem aktiv schwimmenden Fischkörper nach dem Prinzip actio = reactio Passivbewegungen um die Körperachsen aufgezwungen, die durch Ausgleichsbewegungen kompensiert werden müssen um ein geradliniges Schwimmen zu erreichen. Ausgleichsbewegungen setzen voraus, dass das Tier in jedem Augenblick von seiner Raumlage Kenntnis hat. Beidseitig entstatete Jungfische mit stabilem mechanischem Gleichgewicht, z.B. Tilapia, taumeln genau so wie beidseitig entstatete adulte Fische ohne stabiles mechanisches Gleichgewicht. Dieses Taumeln ist jedoch bei intakten Jungfischen (mehrere Tilapiaarten, Cichlasoma und verschiedene Zahnkarpfen) nicht zu beobachten. Das stabile mechanische Gleichgewicht bei Jungfischen ist also lediglich als eine Hilfseinrichtung anzusehen. Ohne die Kontrolle der Körperstellung durch das Gleichgewichtszentrum aber wird jeder Fisch bei Bewegungen aus seiner Lage geworfen. Die Vermutung, daß gewisse Jungfische die Labyrintherregungen zunächst nicht verwerten können ist daher m.E. nicht zutreffend.

Eine weitere Erklärungsmöglichkeit wäre die Umstimmung des Gleichgewichtszentrums, indem dieses bei Synodontis nigriventris während der vierzehntägigen Übergangszeit die, von der Macula utriculli abgegebenen, Scherungswerte der Bauchlage

mit denen der Rückenlage vertauscht. Daß das Gehirn zu solchen Umstimmungen befähigt ist beweisen die Versuche von KRÜGER (1939) über das Raumsehen mit der Umkehrbrille. Dieser Prozeß könnte entweder vom Gehirn selbst oder aber von einer äußeren, den Fisch in die Rückenlage ziehenden Kraft (Rückenpanzer?) ausgelöst werden. Für diesen Vorgang lassen sich jedoch keine stichhaltigen Argumente finden.

Die Tatsache, daß die Drehreflexe (Bogengänge) bei Synodontis nigriventris, wie bei anderen Fischen dem Drehsinn gleichgerichtet, die Lagereflexe (Utriculus) in Bauchlage jedoch im Gegensatz zu den übrigen Synodontiden dem Drehsinn entgegengerichtet sind sprechen dafür, daß sich die Veränderungen, die zu dem obligatorischen Rückenschwimmen führen, ausschließlich im Utriculus abspielen. Die weitere Tatsache, daß die Lapilli von Synodontis nigriventris in ihrer Form und in der Lage im Utriculus von denen der anderen Synodontiden abweichen, macht es sehr wahrscheinlich, daß sie für das Zustandekommen der Rückenlage verantwortlich sind, indem sie nun die Teile der Macula utriculi scheren, die für die Rückenlage zuständig sind (vergl. LOWENSTEIN und ROBERTS 1949).

Von außerordentlicher Bedeutung erscheint mir daher auch die Feststellung JACOB'S (1928), daß bei den Pleuronectiden zwischen oberen und unteren Utriculi die Größe und Form der Otolithen stark variiert. Diese Veränderung der Otolithen dürfte wohl ebenfalls sekundärer Natur sein und mit der um 90° verkehrten Schwimmlage der Pleuronectiden in Beziehung stehen.

Die eigenen Untersuchungen an Pleuronectes platessa zeigten allerdings nur Unterschiede zwischen dem Lapillus der Ober- und Unterseite. Inwiefern der Sacculus (JACOB 1928, SCHÖNE 1959, Erwähnung einer noch unveröffentlichten Arbeit) bei der Lageorientierung der Pleuronectiden die Funktion des Utriculus übernommen hat, scheint noch nicht völlig geklärt zu sein. Des weiteren zeigt auch der von BRAEMER, W.u.H.(1957) untersuchte Schrägsteher Thayeria Boehlkei einen abgewinkelten Lapillus. Außerdem fand BRAEMER bei Poecilobrycon eques eine im Laufe des Lebens abnehmende Statolithenneigung, was sehr wahrscheinlich ebenfalls auf eine morphologische Veränderung (Sekundärzuwachs) des Lapillus selbst zurückzuführen ist.

Im Gegensatz hierzu steht die Ansicht von L. SCHOEN und v.HOLST (1950), die am „Schwarzen Tetra" (Gymnocorymbus ternetzii) völlig abnorme Formen der Lapillusregenerate feststellten. Die Untersuchung der statischen Wirkung dieser Regenerate zeigte, „daß die Größe der statischen Gleichgewichtskomponente meist erheblich unter der normalen blieb." Im selben Abschnitt bezeichnen sie die optische Gleichgewichtskomponente ihrer Versuchsfische als sehr groß und betonen, daß die Tiere „im gerichteten Lichteinfall vom Lichtlot außerordentlich fest in ihrer Lageeinstellung gezügelt werden, daher ist dieses Untersuchungsverfahren wenig geeignet, minimale anderweitige Gleichgewichtsmechanismen sichtbar werden zu lassen." Deshalb konnten bei solchen Tieren auch keine Abweichungen von der Kurvenform bei Änderung des Lichteinfalls registriert werden. Ihre Ansicht, daß die Form des Otolithen für seine Funktion

gleichgültig sei und ferner, daß von einer Gliederung des Epithels in Bezirke mit verschiedener Funktion keine Rede sein kann, steht damit m.E. zu ihren Versuchsvoraussetzungen und Ergebnissen, sowie denen von LOWENSTEIN und ROBERTS (1949) und L.SCHOEN (1957) in völligem Gegensatz. Die Tatsache, daß die Größe der statischen Gleichgewichtskomponente nie die Größe intakter Tiere erreichte, spricht doch sehr dafür, daß die Form des Lapillus eine Rolle spielt. Es wäre darüber hinaus noch interessant zu wissen, in welchem Bereich der Macula utriculi die Regenerate sich befanden. Ich sehe daher die Feststellung von L.SCHOEN und v.HOLST, daß die Größe der statischen Gleichgewichtskomponente von Tieren mit Lapillusregeneraten unter der normaler Tiere bleibt, als weiteres Argument dafür an, daß die Form des Lapillus und seine Lagerung auf der Macula utriculi von entscheidender Bedeutung für die statische Gleichgewichtsorientierung ist, und Veränderungen der Lapillusform zu einem abweichenden Verhalten der Tiere führt. Die Drehung der Normallage um 180° bei Synodontis nigriventris könnte deshalb in dem abweichenden Bau des Lapillus und dessen besonderer Lagerung im Utriculus gesehen werden. Hier müßten erst weitergehende, spezielle Untersuchungen Klarheit bringen.

XII. Zusammenfassung.

1. Synodontis nigriventris schwimmt ohne Bartelkontakt obligatorisch in Rückenlage, die anderen untersuchten Synodontiden in Bauchlage. Mit Bartelkontakt können sämtliche Synodontiden

alle Körperlagen einschließlich der Rückenlage einnehmen.

2. Die Ausschaltung der Flossen beeinträchtigt das Rückenschwimmen nicht.
3. Teilweises oder vollständiges Evakuieren der Schwimmblase hat keinen Einfluß auf die Rückenlage.
4. Synodontis nigriventris zeigt keine Licht-Lot-Reaktion, ebenso fehlt sie bei den anderen Arten. Beidseitige Blendung beeinträchtigt die Rückenlage nicht.
5. Der Bau des häutigen Labyrinths der Synodontiden unterscheidet sich nicht von dem der Elritze. Die Macula utriculi reicht bis zum dorsalen Utriculusdach. Der Lapillus von Synodontis nigriventris unterscheidet sich wesentlich von dem der übrigen Synodontiden. Die Dreh- und Lagereflexe sind in der Bauchlage bei Synodontis nigriventris einander entgegengesetzt gerichtet. In Bauchlage verwindet Synodontis nigriventris, bei Drehung um die Längsachse, die Flossen entgegengesetzt der Drehrichtung.
6. Ein Schwimmen und Ruhen in der Bauchlage ist für Synodontis nigriventris nur bei Tastreizverankerung möglich.
7. Die Umkehr der Normallage von Synodontis nigriventris wird auf die sekundäre Formveränderung des Lapillus sowie dessen andere Lagerung im Utriculus zurückgeführt.

Literaturverzeichnis.

Abel, E.: Lichtrückenreflexe eines Fisches in der blauen Grotte. Österr.Zool.Z.4, 1953.

Ahrens, W.: Über die Brauchbarkeit der Aufhellungsmethoden bei morpholog. und physiolog. Untersuchungen über das Fischlabyrinth. Z.vergl. Physiol. 32. S. 1950.

Bethe,A.: Über die Erhaltung des Gleichgewichtes. Biol.Ctrbl.XIV Nr. 16, S 563, 1894.

Bogenschütz,H.: Vergleichende Untersuchungen über die optische Komponente der Gleichgewichtshaltung bei Fischen. Z.vergl. Physiol. 44, S. 626, 1961.

Braemer, W. u. H.: Zur Gleichgewichtsorientierung schrägstehender Fische. Z. vergl. Physiol. 4o, S. 529, 1957/58.

Carazzi, D.: Über die Schlafstellung der Fische. Biol.Ctrbl. 33, S. 425, 1913.

Daget, J.: Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle 2. Série 2o, S. 239, 1948.

Eißele, L.: Histologische Studien an der Schwimmblase einiger Süßwasserfische. Biol.Ctrbl. 42, S. 125, 1922.

Fraser-Brunner.: Zitiert aus Axelrod and Schultz, Handbook of Tropical Aquarium Fishes. McGraw-Hill Book Company, Inc. New York, Toronto, London 1955.

Frisch, K. v. und Stetter, H. : Untersuchungen über den Sitz des Gehörsinnes bei der Elritze (Phoxinus laevis L.). Z. vergl. Physiol. 17, S 686, 1932.

Grassé: Traité de Zoologie, Tome XIII, Fascicule I, S. 452 Fasciculè II, S 1343, Fascicule III, S 2311, Masson et Cie. Editeurs, Paris 1958.

Heumann, G.; Jacobsohn, I, et Vilter, V.: Causes Biologiques de l'inversion de la Nage chez le Synodontis batensoda. Etude fait en rapport avec l'inversion de la polarité pigmentaire. Comptes Rendus des Scéances de la Société de Biologie et de ses filiales 135 (9/1o), S. 661, 1941.

Holst, E.v.: Über den Lichtrückenreflex bei Fischen. Publ. Staz.zool.Napoli, 15, S. 143, 1935 b.

Holst, E.v. und Le Mare, D.W.: Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie der lokomotorischen Reflexe. 1.Mitt.Z.vergl. Physiol. 23, S 223, 1936.

Holst, E.v.: Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie der lokomotorischen Reflexe. 2.Mitt. Z. vergl.Physiol. 24, S 532, 1937.

Holst, E. v. und Kaiser,H., Schoen,L. G.Roebig,G.Göldner.: Die Arbeitsweise des Statolithenapparates beiFischen. Z.vergl. Physiol.32, S.6o 195o.

Jacob, W.: Über das Labyrinth der Pleuronectiden. Zool.Jahrb. Abtlg.Allg. Zool. u. Physiol. 44. S. 523, 1928 .

Krüger, B.: Weitere Mitteilungen zur Kenntnis der Schlafstellung bei Süßwasserfischen. Biol. Ctrbl. 33, S. 14, 1913.

Krüger,U.: Über die Art der Wahrnehmung eines künstlich verkehrt gemachten Gesichtsfeldes. Med.Diss.Breslau 1939.

Löwenstein,O.: Experimentelle Untersuchungen über den Gleichgewichtssinn der Elritze (Phoxinus laevis L.). Z. vergl. Physiol. 17, S 8o6, 1932.

Lowenstein,O, u.: The equilibrium function of the otolithorgans
Roberts,T.D.M. of the Thornback ray (Raja clavata). J.Physiol. S. 392, 1949.

Mygind, S.H.: Die Prinzipien der Funktion des statischen Labyrinths. Ugeskrift f. Laeger 1926 (Dänisch). Zit. aus Ber. d. wiss. Biol. 2, S 718, 1927.Autoreferat

Pinter,H.: Synodontis nigriventris und seine Zucht. DATZ XI, S 357, 1958.

Romeis, B.: Zur Frage der Schlafstellung der Fische. Biol. Ctrbl. 31, S 183, 1911.

Schiche,O.E.: Reflexbiologische Studien an Bodenfischen. Erste Beobachtungen an Amiurus nebulosus.Zool. Jahrb. Abt.Allg.Zool. 38, 1921.

Schoen, L. u.: Das Zusammenspiel von Lagena und Utriculus bei
E.v.Holst. der Lageorientierung der Knochenfische. Z.vergl. Physiol.Bd. 32, S 552, 1950.

Schöne, H.: Die Lageorientierung mit Statolithenorganen und Augen. Ergebn.Biol. 21, S 161, 1959.

Sterba, G.: Süßwasserfische aus aller Welt. Verlag Zimmer & Herzog, Berchtesgaden. 1959.

Vilter, V.: Polarisation dorsoventrale de la Livrée Pigmentaire sa Physiologie et ses Origines. Bull. du Mus.d'Hist. naturelle de Marseille. Tommé I.No. 3 Juillet 1941, S 157.

Werner, Cl.F.: Studien über die Otolithen der Knochenfische. Z.Zool. Bd. 131, S 502, 1928.

Werner, F.: Über die Schlafstellungen der Fische. Biol. Ctrbl. 31., S 41, 1911.

Wohlfahrt,T.A.: Anatomische Untersuchungen über das Labyrinth der Elritze (Phoxinus laevis L.) Z.vergl. Physiol. 17, S 659, 1932.

Abbildungen.

Abb.1. Fischwippe zur Feststellung der Dreh- und Lagereflexe.Die Fischhalterung in der Plexiglasküvette ist herausnehmbar.

Abb.2. Synodontis nigriventris in natürlicher Schwimmlage.

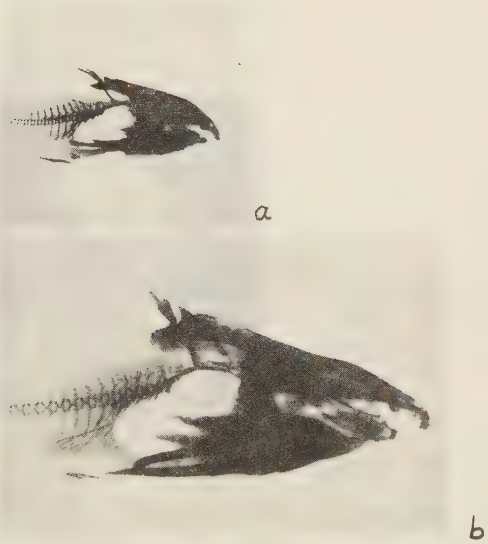


Abb.3. Röntgenaufnahme a.eines 5,5 cm langen Synodontis nigriventris und b.eines 12 cm langen Synodontis spec.4.,zur Veranschaulichung der Lage der Schwimmblase.

Abb.4. Blick von seitlich-oben in eine angeschnittene Synodontidenschwimmblase.(Schema).

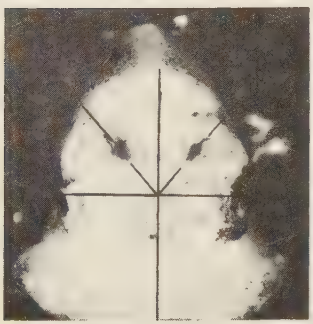
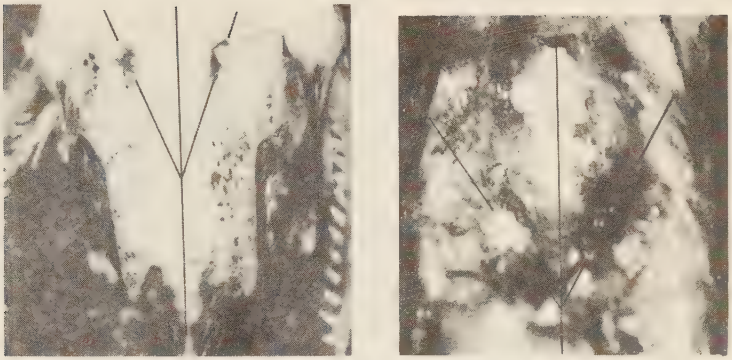


Abb.5. Der Kopfquerschnitt vor den Utriculi zeigt von cranial die,mit Methylenblau gefärbten, um ca.50° aus der Querachse des Kopfes gedrehten medialen Utriculuswände v.S.nigriv.



a b

Abb.6. Blick von dorsal auf die,mit Methylenblau angefärbten,um 5-10° aus der Fischlängsachse gedrehten Utriculi. a.Synodontis nigriventris, b.Leuciscus rutilus.(linker Lapillus freipräpariert).

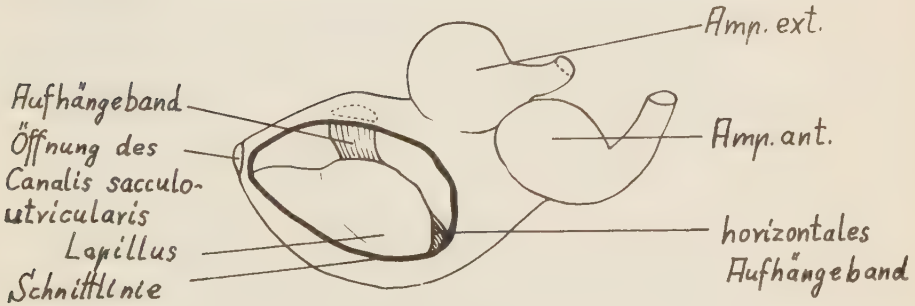


Abb.7. Aufsicht von medial auf den linken Utriculus von Leuciscus rutilus zeigt die Lage des Lapillus und seine Aufhängung im Utriculus. (Zeichnung nach einer photograph.Aufnahme).

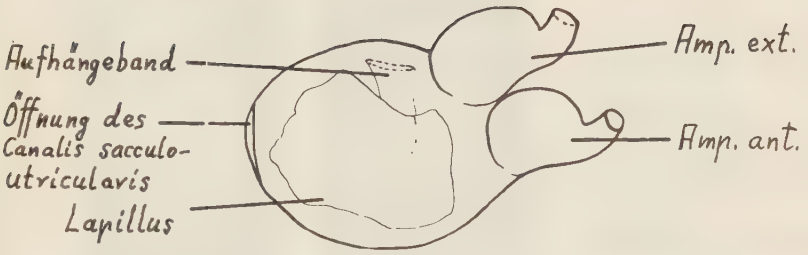


Abb.8. Aufsicht von medial auf den linken Utriculus von Synodontis nigriventris zeigt die Lage des Lapillus und seine Aufhängung im Utriculus.

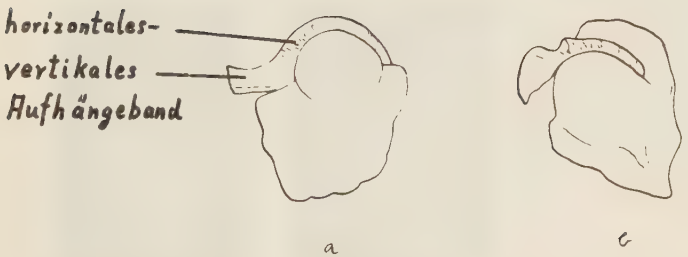


Abb.9. a.Lapillus von Leuciscus rutilus von dorsal mit seinem Aufhängeband. b.Lapillus eines Synodontiden von ventral mit dem in der Aussparung verlaufenden Aufhängeband.

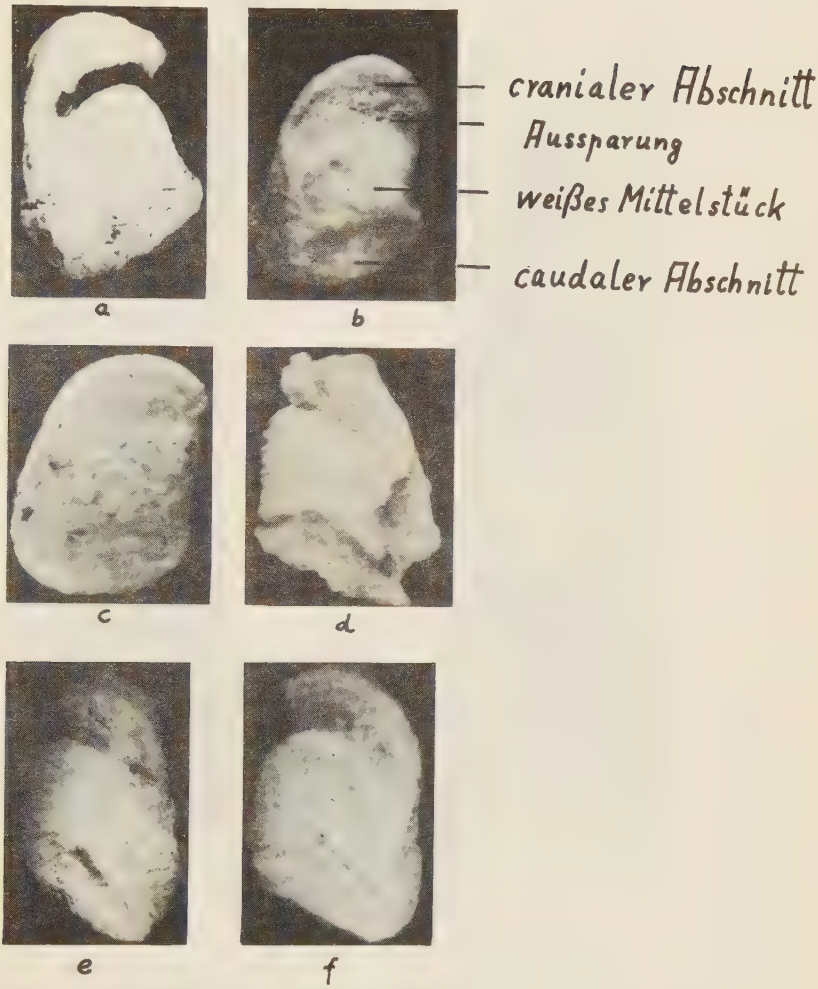


Abb.10. Aufsicht von ventral auf Lapilli von a,b und c Synodontis nigriventris.(Die Lapilli stammen von Tieren verschiedener Größe). d S.notatus, e S.spec.3. und f S.spec.2.

Abb.11. Kompensatorische Flossenstellung von Synodontis nigriventris.Die Bauchseite zeigt in dieser Versuchsanordnung stets zur Drehachse.(näheres s.Text).

Abb.12. Kompensatorische Flossenstellung von Synodontis nigriventris.Die Rückenseite zeigt hier stets zur Drehachse.(näheres s.Text).

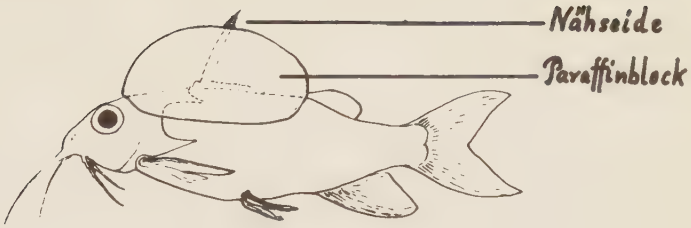


Abb.13. Schematische Darstellung der Befestigung des Paraffinblocks am Rückenflossenstachel von Synodontis nigriventris.

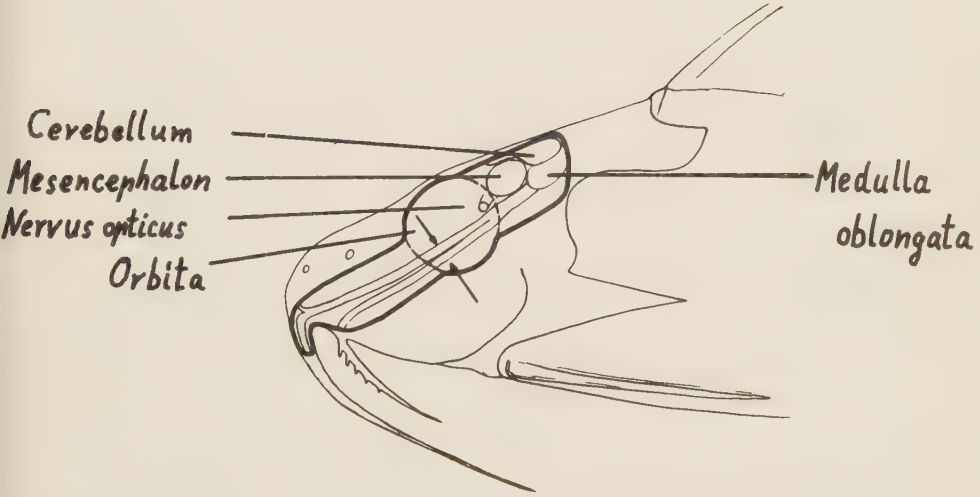


Abb.14. Schematische Darstellung des Nervenverlaufs bei Synodontiden und der Durchtrennungsstelle (Pfeile).

Hubert Köhler 7144 Asperg
Osterholzstraße 34

z.Zt. Zoophysiologisches Institut
74 Tübingen Hölderlinstraße 12

Lebenslauf.

Am 13. Dezember 1934 bin ich, Hubert Max Albert Köhler, als Sohn des Ingenieurs Emil Robert Köhler und dessen Ehefrau Gertrud Johanna Köhler geborene Rittershofer, in Stuttgart-Bad Cannstatt geboren. Als ich ein Jahr alt war, zogen meine Eltern von Stuttgart-Bad Cannstatt nach Asperg. Nach dem Besuch der Volksschule in Asperg von 1941 - 1945 und des Friedrich Schiller-Gymnasiums in Ludwigsburg von 1945 - 1955, das ich mit bestandener Reifeprüfung verließ, wurde ich im Mai 1955 an der Technischen Hochschule in Stuttgart immatrikuliert. Ich studierte Biologie, Chemie und Geologie. Mit derselben Fächerverbindung wechselte ich im Wintersemester 1956/57 zur Eberhard-Karls-Universität in Tübingen über und bestand dort im November 1961 das Staatsexamen.

Die vorliegende Arbeit wurde mit Unterbrechung von Herbst 1959 bis Winter 1962 im Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen unter der Leitung von Prof.Dr. F.P. Möhres angefertigt.

Verzeichnis meiner akademischen Lehrer
in alphabetischer Reihenfolge.

Zoologie: Die Professoren Dr.Eisentraut,Dr.Grell,Dr.Hassenstein, Dr.Hauenschild,Dr.Kaudewitz,Dr.Krause,Dr.Möhres, Dr.Peters,Dr.Pflugfelder,Dr.Risler.
Die Dozenten Dr.Huber,Dr.Kratochvil,Dr.Kulzer.
Lehrbeauftragter Dr.Löhrl.

Botanik : Die Professoren Dr.Arnold,Dr.Buchwald,Dr.Bünning, Dr.Reinert,Dr.Walter,Dr.Zimmermann.
Dozent Dr.Wilmanns.

Geologie: Die Professoren Dr.Aldinger,Dr.v.Engelhardt, Dr.Mosebach,Dr.Ostendorff,Dr.Schindewolf,Dr.Schönenberg,Dr.Seibold.
Dozent Dr.Carlé.